Vestnik zoologii, **41**(3): 219—225, 2007

УДК 595.733

О НАРУШЕНИЯХ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ СТРЕКОЗ (INSECTA, ODONATA)

Е. С. Дятлова

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026
E-mail: odonata@ukr.net

Принято 17 апреля 2005

О нарушениях жилкования крыльев стрекоз (Insecta, Odonata). Дятлова Е. С. — Описана частота встречаемости аномалий жилкования крыльев в географически отдаленных популяциях *Calopteryx splendens* (Harris, 1782). В популяциях массовых видов стрекоз юго-запада Украины *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771), *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825), *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837), *Aeshna mixta* Latreille, 1805, *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832) также обнаружены особи с нарушениями жилкования крыльев. Приведены изображения и описания крыльев, отличающихся от нормальных. Высказаны предположения о причинах возникновения различных нарушений жилкования крыльев у стрекоз.

Ключевые слова: стрекозы, Odonata, жилкование крыльев, аномалии, юго-запад Украины.

On the Occurrence of Abnormalities in Venation of Dragonflies (Insecta, Odonata). Dyatlova E. S. — The frequency of occurrence of wings abnormalities in the distant populations of *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) is described. Odonata with abnormalities of the wing venation are recorded in the populations of abundant species *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771), *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825), *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837), *Aeshna mixta* Latreille, 1805, *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832) in the South-Western Ukraine. Abnormal wings are figured and described. Possible causes of the wing abnormalities are discussed.

Key words: Dragonflies (Odonata), wing's venation, abnormalities, South-Western Ukraine.

Введение

В природных популяциях стрекоз наряду с особями нормального строения часто встречаются таковые со структурными нарушениями крыльев. Изучение особей с аномалиями, нарушениями развития или уродствами позволяет ответить на вопрос о возможных причинах, вызывающих подобные явления. Отклонения или уродства наиболее заметны на стадии имаго, а причины, прежде всего, нужно искать на ранних стадиях развития особи.

Э. Штейнхауз (цит. по: Крюков, 2003) выделил 3 группы повреждений у насекомых. К первой группе автор отнес механические травмы, ушибы, растяжения, разрыв тканей; ко второй — повреждения, возникшие под влиянием химических факторов; к третьей — повреждения, вызванные паразитическими или хищными насекомыми. Однако при анализе фактического материала нарушения эйдономии затруднительно свести к отдельным группам (Крюков, 2003).

Случаи различных морфологических отклонений у стрекоз отмечены многими авторами, наблюдавшими нарушения пропорций в строении крыльев, брюшка, ног и других структур (Buczyński, 1994; Coffin, 1991; Ignatowicz, 1973; Jacuński et al., 2002; Prot, 1996; Seidenbusch, 1991, 1994).

J. M. Prot (1996) привел пример самки *Orthetrum albistylum* (Sélys, 1848) со значительными аномалиями: укороченными крыльями и брюшком, бледной молочно-белой окраской груди и брюшка, отличающейся от обычной коричнево-желтой. В околоузелковой области крыльев были отмечены нарушения в жилковании. Автор рассмотрел различные гипотезы, позволяющие объяснить причины возникновения подобных нарушений строения. Отловленная особь (альбинос и карлик), вероятно, возникла в результате гибридизации *O. cancellatum* с *O. albistylum* (в природе часто можно видеть спаривания близкородственных видов, обитающих на одной территории). В качестве другого предположения о причинах появления особи с различными морфологическими нарушениями автор выдвигает возможность механических повреждений на личиночной стадии.

С. Игнатович (Ignatowicz, 1973) обнаружил самца *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1823) с аномалией брюшка. Начиная с 6-го сегмента, оно было загнуто на 95° влево. Размеры тела этой особи были меньше размеров нормальных самцов (24 мм вместо 27). На теле зарегистрировано 5 личинок водяных клещей рода *Arrhenurus*, что, вероятно, и послужило причиной искривления брюшка.

Известно, что некоторые аномалии жилкования крыльев могут являться обычными атрибутами определенного вида (Музланов и др., 2003). А. Н. Бартенев (1912) привел интересный факт появления неправильных анастомозов между поперечными жилками, перегораживающими на части отдельные ячейки у некоторых видов рода *Calopteryx*.

В. М. Захаров (1987) указывает на относительно высокий уровень флуктуирующей асимметрии (ФА) при неоптимальных условиях существования популяций. В ряде работ (Музланов и др., 2003; Дятлова, Микитюк, 2004) анализ аномалий жилкования крыльев стрекоз позволил провести мониторинг отдаленных популяций и сделать вывод о нарушениях стабильности развития в отдельных популяциях. Существует мнение о том, что аномалии можно считать маркерами стабильности онтогенетических процессов (Музланов, 1997).

Учет частоты и распределения различных дискретных вариаций морфологических признаков в популяциях стрекоз используется некоторыми авторами в популяционно-морфологическом мониторинге (Титар, 2003; Музланов, 1997). Этот подход позволяет в определенной мере выявить наследственные изменения, происходящие в популяциях, а также оценить эпигенетическое разнообразие тех или иных популяций в различных экологических условиях (Титар, 2003).

В современной литературе точки зрения на явление ФА неоднозначны. С одной стороны, отмечается неспецифичность реакции ФА на различные антропогенные воздействия и отсутствие какой-либо корреляции уровня ФА с уровнем средового воздействия (Рязанова, 2004). В то же время, по данным В. М. Титаря (2003), изучавшего последствия катастрофы на Чернобыльской АЭС, в популяциях различных видов животных, в том числе стрекоз *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus, 1758), произошло увеличение фенотипического разнообразия. Возрастание значений показателя ФА у стрекоз было зарегистрировано автором в виде тенденции, но пока еще не доказано статистически.

В представленной работе рассмотрены различные нарушения жилкования крыльев у стрекоз, не являющиеся летальными. Целью исследований было выявить основные типы нарушений жилкования крыльев стрекоз.

Материал и методы

Частоту встречаемости аномалий жилкования в различных географически отдаленных популяциях изучали на самцах *Calopteryx splendens* (Harris, 1782). Материал для изучения аномалий жилкования в костальном и субкостальном секторах крыльев самцов стрекоз *C. splendens* собирали в окр. г. Измаила на берегах р. Дунай в 2002 г. (n = 25), в окр. с. Курипчино на берегу р. Ю. Буг в 2004 г. (n = 39) и вблизи с. Маяки на берегу р. Днестр в 2004 г. (n = 14). Описание крыльев и подсчет аномалий жилкования проводили на передних и задних крыльях стрекоз по методике Ю. А. Музланова (1997). Для этого были изготовлены постоянные препараты, в которых крыло заключалось между двумя предметными стеклами, зафиксированными прозрачным клеем «Момент». При расчетах данные по билатерально-симметричным крыльям суммировали.

Для анализа структурных нарушений крыльев стрекоз использовали особи с видимыми отличиями между симметричными передними и задними крыльями. Стрекозы были отобраны из материала, отловленного на юго-западе Украины: в Дунайском биосферном заповеднике (10.07.1997) – ♂ *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771) (семейство Platycnemididae, подотряд Zygoptera); в верховьях Сухого лимана у р. Дальник (5.06.2004) – ♀ *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825) (семейство Coenagrionidae, подотряд Zygoptera); на приморских склонах в Одессе (10.08.2003) – ♂ *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837) (семейство Libellulidae, подотряд Anisoptera); в Дюковском парке Одессы (18.08.2005) – ♂ *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832) (семейство Libellulidae, подотряд Anisoptera); в низовье р. Днестр, между селами Маяки и Паланка (23.07.2004) – ♂ *Aeshna mixta* Latreille, 1805 (семейство Aeshnidae, подотряд Anisoptera). Крылья стрекоз с нарушениями строения и симметричные крылья нормального строения сканировали при помощи сканера HP Scanjet 4470c. Полученные изображения обрабатывали, используя программы CorelDRAW 9 и Adobe Photoshop 7.0.

Описание основных типов аномалий жилкования *C. splendens* проводили по Ю. А. Музланову (1997), а описание жилкования крыльев – по системе Tillyard-Fraser (Askew, 2004).

Результаты

Аномалии жилкования крыльев

Анализ частоты аномалий жилкования крыльев *C. splendens* из популяций юго-запада Украины показал, что для днестровской популяции характерен наивысший процент аномальных жилок в секторах C—1 и Sc по сравнению с другими изученными популяциями из бассейнов рек Дуная и Ю. Буга. В сумме

по двум секторам (С—1, Sc) передних и задних крыльев аномальные жилки составили 21,4% общего количества жилок. В популяциях рек Дунай и Ю. Буг аномалии жилкования составляли 11,86 и 10,82% соответственно (табл. 1).

Учитывая, что Ю. Буг — чистая полноводная река с быстрым течением, а также на основании данных о частоте встречаемости аномалий жилкования крыльев в данной популяции стрекоз, мы рассматриваем южнобугскую популяцию *C. splendens* как контрольную и используем ее для сравнения частоты аномалий жилкования в популяциях стрекоз Днестра и Дуная. Более высокий уровень встречаемости аномалий жилкования, по сравнению с южнобугской, отмечен в днестровской популяции *C. splendens*, в которой с высокой степенью достоверности зафиксированы аномалии жилкования на передних и задних крыльях в секторе С—1 и на передних крыльях в секторе Sc. Для дунайской популяции превышение аномалий в секторе С—1 зафиксировано в виде тенденции, а в секторе Sc на передних и задних крыльях показано с достоверностью на уровне $p \leq 0,05$.

Структурные нарушения крыльев, возникшие на личиночных стадиях развития

Известно, что количество личиночных стадий, определяемых линьками (обычно от 9 до 17), и сроки появления крыловых зачатков у личинок стрекоз широко колеблются у представителей разных видов и у особей одного вида, развивающихся в разных условиях (Corbet, 1999). В связи с этим судить о сроках возникновения аномалий до момента окончательного формирования структуры крыла достаточно сложно. Для описания аномалий, возникающих на личиночных стадиях развития стрекоз, рассмотрим несколько типичных примеров.

Поздние личиночные травмы. Морфологические аномалии развитого крыла обычных размеров *O. brunneum*, возникли, вероятно, на поздних (но не последних) стадиях личиночного развития в связи с травмой. Пропорции деформированного крыла, по сравнению с симметричным нормальным крылом, сильно нарушены. Основные жилки и участки могут быть легко идентифицированы (Sc, C, An, Nod, R1, R2, Tri и др.), но искривлены и содержат множество аномалий жилкования. Птеростигма (Pt) деформирована (рис. 1).

При анализе нарушения жилкования крыла у самца *P. pennipes* можно предположить, что травма крылового зачатка возникла на последних стадиях

Таблица 1. Частота встречаемости аномальных жилок крыльев самцов *C. splendens*
Table 1. Frequency of occurrence of aberrant veins in wings of males *C. splendens*

Район исследований	Количество крыльев	Сектор крыла		Общее количество жилок в секторе, $\bar{X} + S\bar{x}$	Аномальные жилки		Сравнение по t_{St}-критерию
					$\bar{X} + S\bar{x}$	%	
Дунай	50	С—1	Переднее	31,64 ± 0,34	1,78 ± 0,23	5,63	1,36
			Заднее	29,47 ± 0,38	1,53 ± 0,20	5,19	1,76
		Sc	Переднее	32,16 ± 0,40	0,22 ± 0,07	0,68	2,09*
			Заднее	30,39 ± 0,36	0,12 ± 0,05	0,39	2,09*
Днестр	28	С—1	Переднее	33,29 ± 0,66	3,36 ± 0,42	10,09	4,36***
			Заднее	30,61 ± 0,58	2,00 ± 0,31	6,53	2,65**
		Sc	Переднее	33,11 ± 0,72	0,86 ± 0,18	2,60	2,05*
			Заднее	31,18 ± 0,57	0,68 ± 0,17	2,18	1,65
Ю. Буг (контр.)	78	С—1	Переднее	30,91 ± 0,30	1,40 ± 0,16	4,53	—
			Заднее	27,51 ± 0,37	1,02 ± 0,21	3,71	—
		Sc	Переднее	32,33 ± 0,30	0,45 ± 0,08	1,39	—
			Заднее	29,44 ± 0,33	0,35 ± 0,10	1,19	—

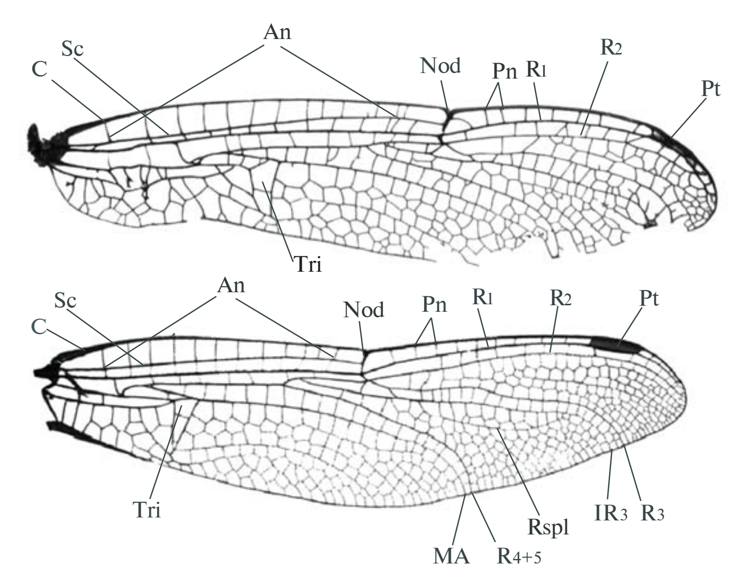


Рис. 1. Передние крылья (левое и правое) самца *O. brunneum*.

Fig. 1. Fore wings (left and right) of male *O. brunneum*.

развития личинки, когда все основные жилки крыла были уже сформированы. На деформированном крыле *P. pennipes* присутствует только предузелковая часть, которая содержит все основные жилки и участки (C, Sc, R, An, Arc, Sq, Q, MA, Nod). Пропорции предузелковой части соответствуют пропорциям этой же части нормального крыла (рис. 2).

Ранние личиночные травмы. Иная картина наблюдается на деформированном крыле *I. pumilio*. Если предположить, что причиной подобной патологии также является травма крылового зачатка, то она произошла раньше момента полного формирования жилкования крыльев. В данном случае трудно установить соответствие имеющихся жилок жилкованию нормального крыла. Сильно нарушены пропорции крыла, отсутствует узелок (nodus), нет четко выраженной птеростигмы (Pt). Имеющиеся жилки сильно искривлены и с трудом могут быть распознаны (рис. 3).

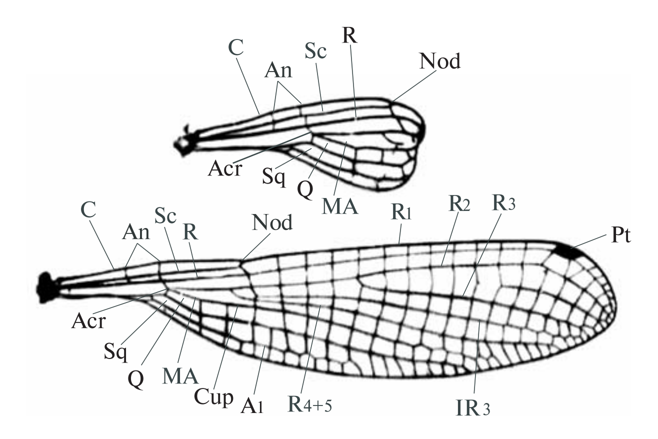


Рис. 2. Задние крылья (левое и правое) самца *P. pennipes*.

Fig. 2. Hind wings (left and right) of male *P. pennipes*.

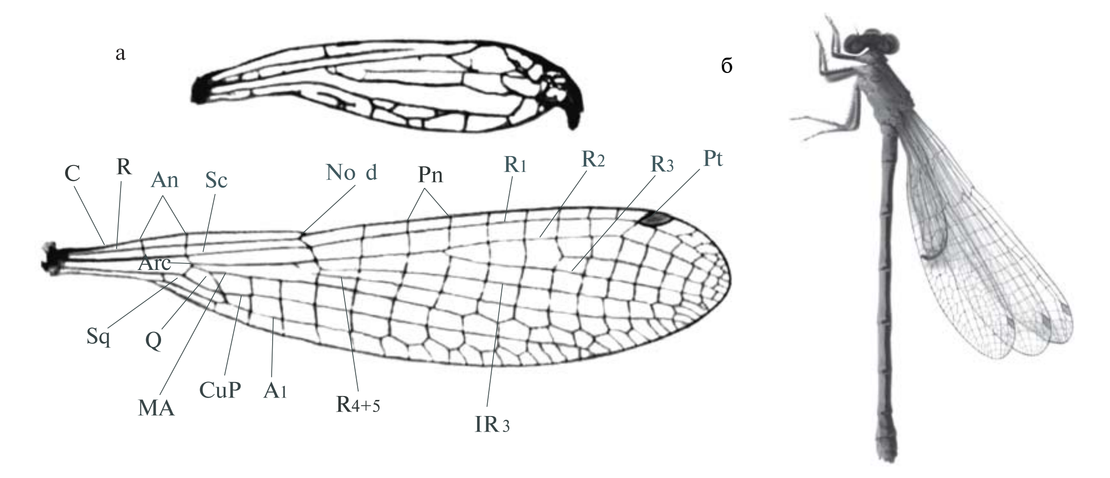


Рис. 3. Задние крылья (левое и правое) (а) и общий вид самки стрекозы *I. pumilio* (б).

Fig. 3. Hind wings (left and right) (а) and general view of female *I. pumilio* (б).

Структурные нарушения крыльев, возникшие на стадии имаго

Иногда нежные крылья молодой стрекозы остаются нерасправленными до нормального состояния в связи с неблагоприятными факторами, воздействующими на особь сразу после линьки. К подобным факторам можно отнести низкие температуры, ветер, дождь, перенаселение, хищничество, а также воздействие паразитических и патогенных организмов (Corbet, 1999). Следует также отметить, что если ФА крыльев и отдельные аномалии жилкования не носят летального характера, то неспособность расправить два и более крыльев часто приводит к смертельному исходу. На рисунке 4 приведен этот тип нарушения строения крыльев на примере крыльев самца *A. mixta*.

При анализе коллекционного материала, собранного в конце лета и начале осени, отмечено значительное увеличение количества особей с «потрепанными» крыльями по сравнению с весенними и летними сборами. Вероятно, повреждения крыльев стрекоз изначально нормального строения связаны с неудачными нападениями хищников, а также с межвидовой и внутривидовой конкуренцией. Таким образом, подобные аномалии строения крыльев могут быть показателями возрастной структуры популяции. В качестве примера приведем изображения задних крыльев самца *C. erythraea* (рис. 5). Одно из них повреждено частично, на втором присутствует только костальный и субкостальный сектор. Передние крылья у этой особи были неповрежденными.

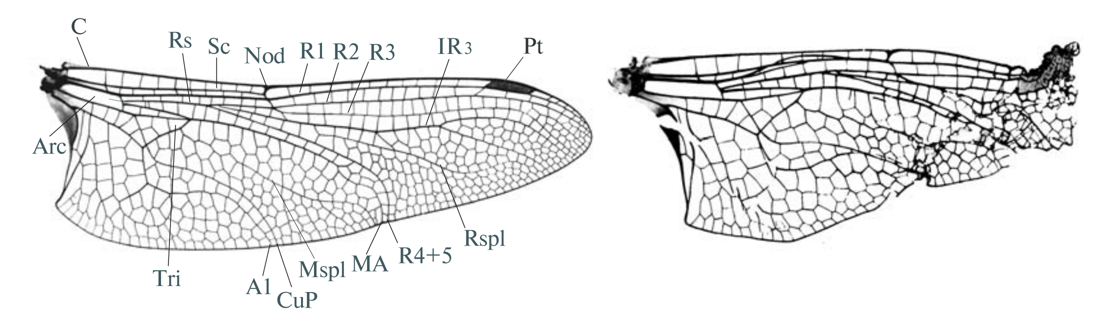


Рис. 4. Задние крылья (левое и правое) самца стрекозы *A. mixta*.

Fig. 4. Hind wings (left and right) of male *A. mixta*.

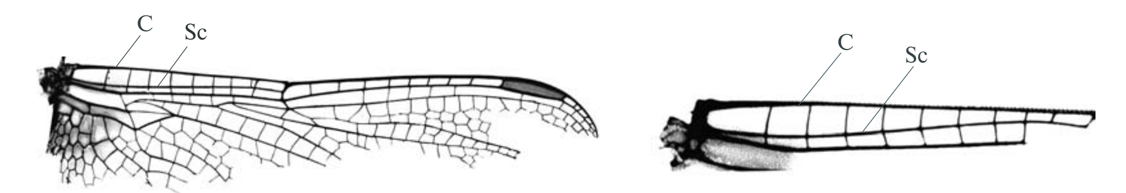


Рис. 5. Задние крылья (левое и правое) самца *C. erythraea.*

Fig. 5. Hind wings (left and right) of male *C. erythraea.*

Нелетальные уродства, затрагивающие только одно из четырех крыльев, не лишают стрекоз возможности летать, кормиться, спариваться и в рассматриваемых случаях не могут считаться несовместимыми с жизнью. Тем не менее можно предположить, что вероятность элиминации из популяции поврежденных особей достаточно высока.

Обсуждение

На основании анализа коллекционного материала мы пришли к выводу, что нарушения жилкования крыльев стрекоз имеют разнообразные проявления и могут быть вызваны различными причинами. Приведем некоторые из них.

Аномалии жилкования крыльев характерны для *C. splendens* и отмечены во всех изученных нами популяциях стрекоз этого вида, однако частота их встречаемости варьирует в отдаленных популяциях. При этом пропорции основных секторов крыла сохраняются в норме, а аномалии различимы только при детальном изучении его структуры. Мониторинг отдаленных популяций, обитающих в различных условиях, позволил высказать предположение о том, что аномалии жилкования крыльев у стрекоз могут служить маркерами стабильности онтогенетических процессов (Дятлова, Микитюк, 2004; Музланов, 1997; Музланов и др., 2003; Титар, 2003). Причины этого явления до конца еще не известны и требуют отдельного экспериментального исследования не только самих аномалий жилкования, но и условий обитания популяции, в частности гидрохимических характеристик и уровня загрязнения водоема токсическими веществами антропогенного происхождения.

Травматические нарушения жилкования крыльев стрекоз, возникшие на личиночных стадиях, носят случайный характер. Их можно условно разделить на два типа: нарушения, возникшие на последних стадиях развития личинок и нарушения, возникшие на стадиях, предшествующих окончательному формированию жилкования крыльев. Определить сроки получения травмы крылового зачатка личинок можно лишь ориентировочно.

К другим нарушениям строения крыльев можно отнести крылья с правильным планом строения, не расправившиеся при выходе имаго из личинки в связи с неблагоприятным воздействием климатических факторов, а также «потрепанные» крылья, обламывающиеся в связи с нападением хищников, внутривидовой или межвидовой конкуренцией, а также при старении особи. Нарушения строения крыльев в некоторых случаях препятствуют активному полету, питанию и спариванию стрекоз. Если нарушения затронули два или более крыла, велика вероятность быстрой гибели такой особи.

Выводы

1. Аномалии жилкования крыльев характерны для *C. splendens* и отмечены во всех изученных популяциях стрекоз этого вида. При этом пропорции основных секторов крыла сохраняются в норме, аномалии жилкования не

отражаются на полете и различимы только при детальном изучении структуры крыла.

2. Травматические нарушения жилкования крыльев стрекоз, возникшие на личиночных стадиях, можно разделить на два типа: нарушения, возникшие на последних стадиях развития личинок и нарушения, возникшие на стадиях, предшествующих окончательному формированию жилкования крыльев. Определить сроки травмы крылового зачатка можно ориентировочно по степени сформированности крыла.

3. При выходе имаго из личинки правильно заложенные на личиночной стадии крылья могут не расправиться до нормального состояния в связи с неблагоприятным воздействием климатических факторов.

4. На стадии имаго возникают нарушения строения крыльев в связи с нападением хищников, внутривидовой или межвидовой конкуренцией, а также при старении особи.

Автор благодарит студента Одесского национального университета им. И. И. Мечникова А. Черного за предоставление экземпляра *P. pennipes* с аномалией крыла.

Бартенев А. М. Палеарктические и восточноазиатские виды и подвиды рода Calopteryx Leach // Работы лаборат. зоол. кабинета Варшав. ун-та. — 1912. — **1**. — С. 163—257.

Дятлова Е. С., Микитюк В. Ф. Анализ размерных характеристик и аномалий жилкования крыльев дунайской популяции стрекоз Calopteryx splendens Harr. // Фауна, экология, морфология и эволюция амфибиотических и водных насекомых России. — Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 2004. — С. 34—40.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). — М. : Наука, 1987. — 213 с.

Крюков А. В. Отклонения от нормальной эйдономии у жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) центрального и восточного Предкавказья: естественные травмы // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. — 2003. — **11**, вып. 1—2. — С. 143—153.

Музланов Ю. А. Оценка состояния природных популяций по гомеостазу развития на примере анализа распределения аномалий жилкования крыльев стрекозы красотки блестящей (Calopteryx splendens Harr.) // Экология. — 1997. — № 6. — С. 442—446.

Музланов Ю. А., Леонтьев А. В., Дятлова Е. С. Морфологические особенности крыльев стрекоз из удаленных популяций на примере красотки блестящей Calopteryx splendens Harris. // Экологические и социально-гигиенические аспекты среды обитания человека : Материалы респ. научн. конф. Ряз. гос. пед. ун-та им. С. А. Есенина. — Рязань, 2003. — С. 184—187.

Рязанова Г. И. Амфибиотические насекомые в определении экологического качества водоемов // Фауна, экология, морфология и эволюция амфибиотических и водных насекомых России. — Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 2004. — С. 156—162.

Титар В. М. Анализ морфологической изменчивости модельных видов для оценки генетического и эпигенетического состояния природных популяций в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Экологический мониторинг антропогенных воздействий. — Киев, 2003. — С. 33—55.

Askew R. R. The Dragonflies of Europe (revised edition). — Colchester : Harley Books, 2004. — 308 p.

Buczyński P. Interesujący przypadek teratologii skrzyd³a u ważki Sympetrum sanguineum (O. F. Müller, 1764) (Odonata, Libellulidae) // Wiad. Entomol. — 1994. — **13**, N 4. — P. 213—215.

Coffin J. Réductions alaires et malformations diverses affectant des Odonates Zygoptères // Martinia. — 1991. — **7**, N 2. — P. 37—39.

Corbet P. S. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. — Great Horkesley : Harley Books, 1999. — 830 p.

Ignatowicz S. Anomalia odwłokowa u samca Ischnura elegans Lind. // Przegląd Zoologiczny. — 1973. — **17**, N 3. — P. 399—400.

Jacuński L., Tesznar L., Templin J., Napiórkowska T. Przypadek oligomelii u larwy ważki Aeshna grandis L. // Przegląd Zoologiczny. — 2002. — **46**, N 1—2. — P. 91—93.

Prot J. M. Tératologie chez Orthetrum albistylum (Sélys, 1848) (Odonata, Anisoptera, Libellulidae) // Martinia. — 1996. — **12**, N 1. — P. 3—4.

Seidenbusch R. Flügel-Abnormitäten bei Gomphus simillimus Sélys, 1840 und Sympetrum pedemontanum (Allioni, 1766) (Anisoptera: Gomphidae, Libellulidae) // Libellula. — 1991. — **10**, N 3/4. — P. 159—160.

Seidenbusch R. Flügelabnormität bei Erythromma najas Hansemann // Acta Albertina Ratisbonensia. — 1994. — **49**. — S. 215—216.